

DOI: 10.5846/stxb202109192634

朱世兵, 靳勇超, Yachmennikova Anna, Kotlov Ivan, 张士芳, 刘应竹, 张日, 张明海. 张广才岭南部东北虎猎物种群冬季营养容纳量研究. 生态学报, 2023, 43(13): 5432-5441.

Zhu S B, Jin Y C, Yachmennikova A, Kotlov I, Zhang S F, Liu Y Z, Zhang R, Zhang M H. Winter nutrient capacity of Amur tiger's prey population in the south of Zhangguangcai Mountain, Jilin Province. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(13): 5432-5441.

张广才岭南部东北虎猎物种群冬季营养容纳量研究

朱世兵^{1,2}, 靳勇超^{1,3,*}, Yachmennikova Anna⁴, Kotlov Ivan⁴, 张士芳², 刘应竹², 张 日¹, 张明海¹

1 东北林业大学, 哈尔滨 150040

2 黑龙江省科学院自然与生态研究所, 哈尔滨 150040

3 世界自然基金会(瑞士)北京代表处, 北京 100006

4 俄罗斯科学院生态与进化研究所, 莫斯科 119071

摘要: 猎物匮乏是影响东北虎 (*Panthera tigris altaica*) 种群恢复的关键因素之一。容纳量研究是开展东北虎猎物恢复工作的必要前提。通过 Maxent 模型、聚类分析和训练随机树分类等方法, 结合调查数据, 预测了吉林省张广才岭南部黄泥河林业局东北虎主要猎物的适宜栖息地空间分布, 解译了植被类型, 在此基础上基于不同植被类型动物可采食部分代谢能、不同生境等级食物可利用率、马鹿 (*Cervus elaphus*) 和狍 (*Capreolus capreolus*) 生境等级重叠情况以及动物冬季能量需求, 分析了东北虎猎物的冬季营养容纳量。结果表明: 黄泥河林业局狍、野猪 (*Sus scrofa*) 和马鹿的适宜栖息地分别占研究区域总面积的 52.8%、40.7% 和 25.4%; 从猎物获取能量来看, 以山杨 (*Populus davidiana*)、桦树 (*Betula*)、核桃楸 (*Juglans mandshurica*) 为主的植被类型是马鹿、狍可获得能量较多的生境, 以蒙古栎 (*Quercus mongolica*)、核桃楸为主的植被类型是野猪可获得能量较多的生境。东北虎猎物种群的综合冬季营养容纳量为 574 只马鹿 (0.29 只/km²), 7016 只狍 (3.54 只/km²), 4785 只野猪 (2.38 只/km²)。

关键词: 张广才岭; 东北虎猎物; 冬季; 营养容纳量

Winter nutrient capacity of Amur tiger's prey population in the south of Zhangguangcai Mountain, Jilin Province

ZHU Shibing^{1,2}, JIN Yongchao^{1,3,*}, YACHMENNIKOVA Anna⁴, KOTLOV Ivan⁴, ZHANG Shifang², LIU Yingzhu², ZHANG Ri¹, ZHANG Minghai¹

1 Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150040, China

3 World Wildlife Fund (Switzerland) Beijing Representative Office, Beijing 100006, China

4 Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

Abstract: The lack of prey is one of the key limitation for Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) recovering. Research of population capacity is the necessary process of Amur tiger's prey restoration. Through MaxEnt model, cluster analysis, training random tree classification and other methods, combined with the survey data, the spatial distribution of suitable habitat of Amur tiger's prey in Huangnihe Forestry Bureau of south Zhangguangcai Mountain in Jilin Province was predicted, and the vegetation types were interpreted. The nutrient capacity of Amur tiger's prey was calculated based on the metabolic energy of different vegetation types, the availability of metabolic energy in different suitable habitats and the

基金项目: 黑龙江省省属科研院所科研业务费项目 (ZNJZ2020ZR01); 黑龙江省科学院对外合作项目 (GH2020-ZR02); 世界自然基金会(瑞士)北京代表处资助项目 (10000766)

收稿日期: 2021-09-19; **网络出版日期:** 2023-03-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ychjin@wwfchina.org

energy requirement of prey in winter. Results showed that the percentages of suitable habitat for Roe deer (*Capreolus capreolus*), Wild boar (*Sus scrofa*) and Red deer (*Cervus elaphus*) in Huangnihe Forestry Bureau were 52.8% (Roe deer), 40.7% (Wild boar) and 25.4% (Red deer). For the nutrient acquisition, the forest dominated by poplar (*Populus davidiana*), birch (*Betula*) and Manchurian Walnut (*Juglans mandshurica*) were the habitats with more energy available for red deer and roe deer, and the forest dominated by Mongolian oak (*Quercus mongolica*) and Manchurian Walnut were the habitats with more energy available for wild boar. The winter nutrient capacity of Amur tiger's prey population in Huangnihe Forestry Bureau was 574 red deer ($0.29/\text{km}^2$), 7016 roe deer ($3.54/\text{km}^2$), and 4785 wild boars ($2.38/\text{km}^2$).

Key Words: Zhangguangcai Mountain; Amur tiger's prey; winter; nutrient capacity

猎物种群是全球食肉性濒危物种保护和恢复的关键因素^[1-2]。东北虎(*Panthera tigris altaica*)是全球最濒危的物种之一,为中国国家 I 级重点保护野生动物,被列为世界自然保护联盟(IUCN)物种红色名录的濒危(EN)物种,全球数量约 600 余只,在中国不足 60 只^[3-5]。东北虎的猎物主要包括马鹿(*Cervus elaphus*)、梅花鹿(*Cervus nippon*)、野猪(*Sus scrofa*)和狍(*Capreolus pygargus*)等有蹄类动物。目前,在国内东北虎栖息地,有蹄类动物,尤其是大中型有蹄类动物种群密度低,斑块化分布等是制约东北虎种群数量恢复的重要因素^[3,6]。因此,恢复猎物种群数量是中国东北虎保护和恢复工作的必要前提^[3,7-8]。东北虎猎物种群容纳量是开展其种群恢复工作的重要参考。目前,对于东北虎猎物的研究主要包括种群评估^[9]、生境适宜性^[10-11]和人兽冲突^[12-14]等方面,对于种群容纳量的研究较少,因此,开展东北虎猎物种群容纳量研究对于中国东北虎及其猎物种群的保护和恢复具有重要意义^[3]。

张广才岭位于长白山西侧,是我国最重要的东北虎内陆栖息地之一,被认为是东北虎豹国家公园东北虎种群向内陆扩散时最具有潜力的栖息地^[3]。依据东北虎家域的大小,该区域可为约 40 余只东北虎提供生存空间,但目前仅有 1—2 只东北虎在此区域活动,且猎物种群数量较低,尤其是研究区域马鹿的种群数量不足 50 只,制约了东北虎种群数量的恢复。吉林省黄泥河林业局位于张广才岭南端,是东北虎在张广才岭南部的核心栖息地。黄泥河林业局的东北虎猎物主要包括马鹿、野猪和狍等,而目前对猎物的研究主要有狍和野猪的生境选择^[15-16],缺乏东北虎猎物总体容纳量的研究,而猎物容纳量对于该区域内的东北虎猎物保护和恢复工作具有很重要的参考意义。在进行东北虎猎物种群营养容纳量研究时,仍存在诸多困难,如食物资源量等基础依据数据的准确计算、动物对资源的利用程度评估及多种物种对同类资源的竞争等。因此,本研究通过 2019—2021 年东北虎猎物调查记录数据和植被调查数据,进行精准植被数据解译和动物生境质量评价,并基于不同植被类型不同生境质量条件下代谢能量及动物利用情况,评估了该区域的东北虎猎物种群冬季容纳量,以为张广才岭南部乃至我国的东北虎及其猎物种群的保护和恢复提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

黄泥河林业局位于吉林省张广才岭南部,延边朝鲜族自治州敦化市西部,其北部与黑龙江省五常市接壤,总面积约 2007 km^2 (图 1)。区域地势北高南低,海拔范围 350—1700 m。气候属中温带湿润温凉季风气候区,四季明显,冬长夏短,年降雨量 450—600 mm,多集中于 5—9 月,年平均气温 2.4 $^{\circ}\text{C}$,无霜期 100—110 d。

研究区域地带性植被为温带山地阔混交林,具有温带向寒温带过渡的特点,部分区域经人为干扰后转为阔叶次生林。研究区域植被有 6 个植被型 25 个群系,其植被垂直分布带谱明显,自上而下总体分布为云杉属(*Picea*)、冷杉属(*Abies*)、核桃楸(*Juglans mandshurica*)、椴树属(*Tilia*)、杨属(*Populus*)、槭属(*Acer*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、桦木属(*Betula*)、红松(*Pinus koraiensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*,以下简称柞树)、榆树(*Ulmus pumila*)、落叶松(*Larix gmelinii*)等。研究区域分布有脊椎动物 74 科 231 种,包括东北虎、紫貂(*Martes zibellina*)、原麝(*Moschus moschiferus*)等重点保护物种,其中东北虎的猎物种群主要为马鹿、野猪和狍。

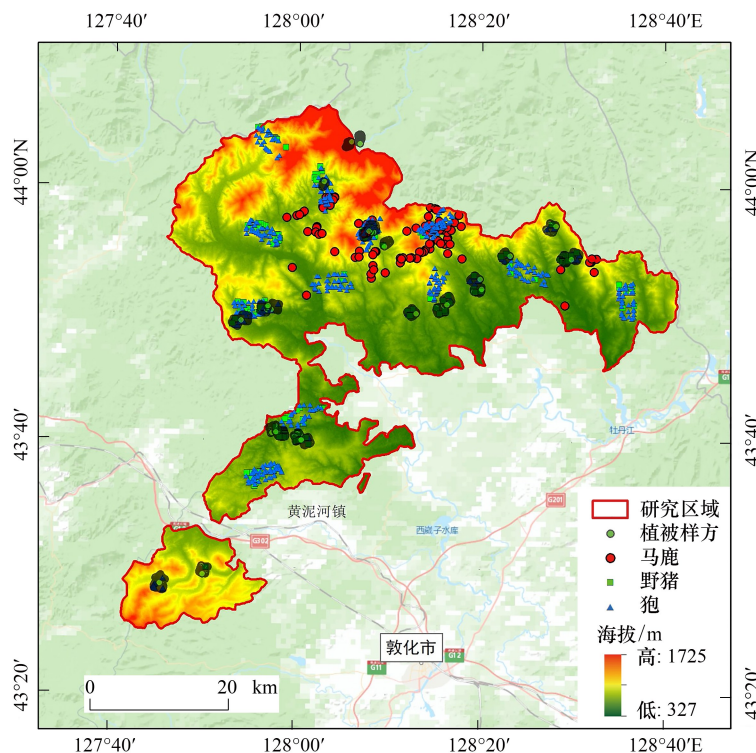


图1 研究区域位置图范围

Fig.1 The location of study area

1.2 方法

1.2.1 调查数据

有蹄类动物数据来自 2019—2021 冬季在研究区域随机布设的 12 个 2km×5km 大样方和涵盖不同海拔、不同植被类型的 32 条 4km 样线。在进行动物调查时,记录遇到的动物信息,包括物种、数量、痕迹类型、经纬度坐标、生境类型等,并通过足迹链、粪便及啃食痕迹类型综合判断马鹿和狍的取食信息。经整理后有效数据包括 148 个马鹿位点记录、200 个野猪位点记录、460 个狍位点记录(其中卧迹、粪便、取食点记录 136 个)(图 1)。

植被调查数据来自 2021 冬季在研究区域根据黄泥河林业局林相图布设涵盖不同海拔、不同植被类型的 32 条 4km 样线。在进行调查时,每隔 100m 布设一个 20m×20m 调查样方,记录样方的乔木层组成及灌木层组成等信息。经整理后有效数据包括 1196 个植被调查样方数据(图 1)。

1.2.2 遥感数据

植被及地表覆盖数据来源于 United States Geological Survey (<https://earthexplorer.usgs.gov/>) 的 Landsat8 影像。为提高解译准确度,选择了春季(5 月 24 日)与秋季(9 月 22 日)两个不同乔木物候差异较为明显时期的影像,数据类型为 Level 1 地形矫正影像,多光谱波段分辨率为 30m。Landsat8 遥感数据的归一化植被指数(NDVI)、增强型植被指数(EVI)、土壤调节植被指数(SAVI)、改进型土壤调节植被指数(MSAVI)、归一化差异湿度指数(NDMI)、归一化燃烧指数(NBR)和标准化燃烧指数(NBR2)7 个指数以 Landsat Spectral Indices Product Guide(V3.6)为标准进行计算。

地形数据来源于由数字高程模型(DEM,数据来源于中国科学院计算机网络信息中心地理空间数据云平台 <http://www.gscloud.cn>)提取的海拔(Altitude)、坡度(Slope)、坡向(Aspect)3 个因子,30 m 分辨率。

为避免环境因子间存在相关性而对模型结果的准确性产生影响,对上述环境变量进行多重共线性分析,

如果某两个环境因子的相关系数值大于 0.7,则移除掉其中一个。

1.2.3 植被类型解译

使用 K—均值分类法对乔木的组成比例数据进行聚类分析以获得植被类型分类结果。类的数量是通过迭代的方式手动获得的——从 25 开始,逐渐减少类的数量,直到分类结果符合研究区域实际情况,且在每个类中至少有 10 个样本量。

将处理好的遥感数据进行主成分分析(Principal Component Analysis),保留分析结果数据层。在 ArcMap 中用训练随机树分类(Train Random Trees Classifier)法,以遥感数据主成分分析结果和植被类型训练样本,进行植被及地表类型数据解译。

1.2.4 MaxEnt 模型分析

采用最大熵模型进行有蹄类生境适宜性评价,并以模型生成的最大训练灵敏度和特异性的逻辑阈值(Maximum training sensitivity plus specificity logistic threshold)及平衡训练遗漏率、预测面积和阈值的逻辑阈值(Balance training omission, predicted area and threshold value logistic threshold)对模型结果进行重分类^[17—20],将动物生境质量划分为 3 个等级,即适宜生境、次适宜生境和不适宜生境。

1.2.5 容纳量计算

冬季不同植被类型生境中可获得食物资源的代谢能量参考同类研究^[21—25],详见表 1。

表 1 冬季不同植被类型生境中可获得食物资源的代谢能量

Table 1 Metabolic energy of available food resources in different vegetation types habitats in winter

类别 Category	植被类型及地表覆盖类型* Vegetation types and surface cover types	代谢能/(J/m ²) Metabolic energy
枝叶食物资源 Branch and leaf food resources	落叶松-1-桦树	137800
	椴树-槭树-桦树、柞树、水曲柳、榆树、核桃楸	272434
	柞树-1-桦树、椴树	91870
	柞树-桦树-椴树、榆树、杨树、核桃楸、槭树	132800
	槭树-核桃楸-柞树、杨树、桦树、榆树、落叶松、椴树、水曲柳	123300
	桦树-1-冷杉、水曲柳、榆树	322738
	榆树-1-桦树、水曲柳、槭树、毛赤杨	317710
	核桃楸-1-落叶松、水曲柳、槭树、榆树、杨树	127254
	桦树-杨树、落叶松-水曲柳、榆树	340129
	水曲柳-桦树、榆树-杨树	165989
	杨树-1-桦树、水曲柳、核桃楸、柞树、槭树	357520
	红松-桦树-杨树、槭树、核桃楸、椴树、榆树	159300
	云杉-桦树-冷杉	159300
	冷杉-桦树-红松、云杉	159300
坚果食物资源** Nut food resources	柞树-1-桦树、椴树	546115
	柞树-桦树-椴树、榆树、核桃楸	273057
	槭树-核桃楸-柞树、杨树、桦树、榆树、落叶松、椴树、水曲柳	231262
	核桃楸-1-落叶松、水曲柳、槭树、榆树、杨树	578156
草本食物资源 Grass food resources	红松-桦树-杨树、槭树、核桃楸、椴树、榆树	124072
	木贼	54270
	苔草	35425
	其他地表类型 Other surface types	0
其他地表类型 Other surface types	湿地草地	12330
	耕地裸地	0
	村镇道路	0

* 植被类型来自遥感数据解译,其描述格式为 A-B-C,其中:A 为优势种,盖度占比 40%以上;B 为亚优势种,盖度占比 20%—40%;C 为伴生种,盖度占比 10%以下;“1”表示该级缺失; ** 坚果食物资源是指柞树、核桃楸和红松的果实

在不影响植物第二年生长情况下,阔叶树木年总生长量的 20%^[24,26]可在冬季被马鹿和狍子所利用;野猪可以利用核桃楸果实 90%,橡子和松籽 10%,以及绝大部分苔草、木贼^[24]。本研究结合研究区域调查情况,设定马鹿和狍子可持续利用阔叶树生长量的 20%,野猪可持续利用核桃楸果实 50%,橡子 30%,松籽 10%,苔草 20%,木贼 20%。

马鹿冬季维持代谢能为 $0.85 \text{ MJ kg}^{-0.75} \text{ d}^{-1}$ (每 kg 体重每天需要 0.85 兆焦耳能量),平均体重约 200kg^[27-28];野猪冬季维持代谢能为 $0.75 \text{ MJ kg}^{-0.75} \text{ d}^{-1}$,平均体重约 100kg^[24];狍子冬季维持代谢能为 $1.01 \text{ MJ kg}^{-0.75} \text{ d}^{-1}$ ^[29],平均体重约 30kg^[28]。冬季在同一生境下,马鹿和狍均主要利用枝叶类食物,野猪主要利用坚果类食物和草本食物。根据研究区域历年调查数据,狍种群和马鹿种群的实际数量比为 7.78:1。

利用动物生境质量等级数据和植被类型数据,通过 ArcMap 面积制表 (Tabulate Area) 获得不同生境质量等级下各植被类型的面积。为了反映动物对不同质量等级生境的利用差异,本文假定适宜生境的可被利用资源的利用率为 100%,次适宜生境的可被利用资源的利用率为 50%,不适宜生境的可被利用资源的利用率率为 10%。

根据研究区域气象资料和物候记录,将 10 月 10 日至第二年 4 月 10 日作为冬季时段,实际以 182d 计算。基于以上条件,依如下公式综合计算研究区域有蹄类冬季容纳量:

$$K_w = \frac{\sum_i^n (B_i \times F_i)}{R_q \times D}$$

式中, K_w 为冬季容纳量, n 为可利用食物种类数, B_i 为食物 i 的可利用量, F_i 为食物 i 的代谢能量, R_q 为动物冬季日代谢能量需求, D 为冬季时段天数。

2 结果

2.1 植被类型

植被类型分析结果得到 14 类植物群系类型(以下按野生动物研究传统称为植被类型)。非林地部分按性质分为河流水面、湿地草地、耕地裸地和村镇道路。以训练随机树分类法获得植被及地表覆盖类型解译结果,各植被类型及其他地表覆盖类型分布及位置见图 2,面积见表 2。

2.2 有蹄类生境质量

研究区域有蹄类生境质量与分布见图 3 至图 5。高海拔(1000—1500m)和低海拔区域(>400m)均为有蹄类的不适宜生境,马鹿适宜生境主要位于中高海拔区域(500—1000m),与该区域的阔叶林相关,占总面积的 25.4%;野猪适宜生境主要位于中低海拔(450—700m),主要与核桃楸林、柞树林及核桃楸阔叶混交林、柞树阔叶混交林相关,占总面积的 40.7%;狍适宜生境范围较大,与所有阔叶林相关,占总面积的 52.8%。

2.3 代谢能

2.3.1 能量共用分析

由于马鹿和狍利用同一类食物资源,因此需要考虑

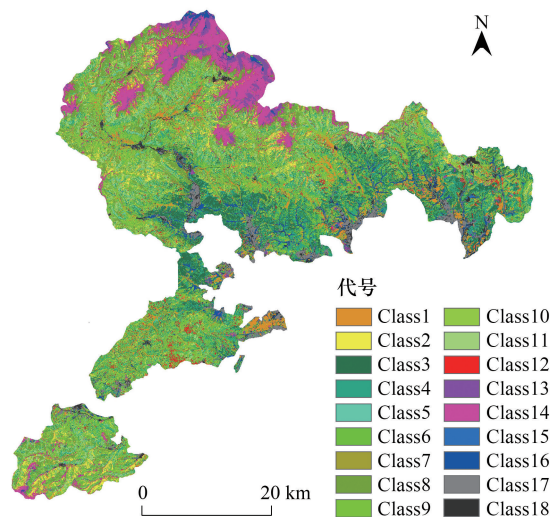


图 2 研究区域植被类型及地表覆盖类型

Fig.2 Vegetation types and land cover types in the study area

Class1: 落叶松-柞树; Class2: 柞树-槭树-柞树、柞树、水曲柳、榆树、核桃楸; Class3: 柞树-柞树、柞树; Class4: 柞树-柞树、柞树、榆树、杨树、核桃楸、槭树; Class5: 槭树-核桃楸-柞树、杨树、柞树、榆树、落叶松、柞树、水曲柳; Class6: 柞树-柞树、水曲柳、榆树; Class7: 榆树-柞树、水曲柳、槭树、毛赤杨; Class8: 核桃楸-柞树、落叶松、水曲柳、槭树、榆树、杨树; Class9: 柞树-杨树、落叶松-水曲柳、榆树; Class10: 水曲柳-柞树、榆树-杨树; Class11: 杨树-柞树、水曲柳、核桃楸、柞树、槭树; Class12: 红松-柞树-杨树、槭树、核桃楸、柞树、榆树; Class13: 云杉-柞树-冷杉; Class14: 冷杉-柞树-红松、云杉; Class15: 河流水面; Class16: 湿地草地; Class17: 耕地裸地; Class18: 村镇道路

两者不同生境质量下对食物资源的利用率差异。对马鹿和狍生境质量进行重叠分析,结果见表 3。

表 2 研究区域植被类型及地表覆盖类型
Table 2 Vegetation types and surface cover types in the study area

代号 Code	植被类型及地表覆盖类型 Vegetation type and surface cover type	样本量 Sample quantity	面积/hm ² Area	占比/% Proportion
Class1	落叶松-1-桦树	98	11414.88	5.69
Class2	椴树-槭树-桦树、柞树、水曲柳、榆树、核桃楸	78	13051.04	6.50
Class3	柞树-1-桦树、椴树	67	16106.65	8.03
Class4	柞树-桦树-椴树、榆树、杨树、核桃楸、槭树	129	28377.23	14.14
Class5	槭树-核桃楸-柞树、杨树、桦树、榆树、落叶松、椴树、水曲柳	48	2952.65	1.47
Class6	桦树-1-冷杉、水曲柳、榆树	122	13581.58	6.77
Class7	榆树-1-桦树、水曲柳、槭树、毛赤杨	37	1811.84	0.90
Class8	核桃楸-1-落叶松、水曲柳、槭树、榆树、杨树	98	27034.01	13.47
Class9	桦树-杨树、落叶松-水曲柳、榆树	134	21059.14	10.49
Class10	水曲柳-桦树、榆树-杨树	92	8793.87	4.38
Class11	杨树-1-桦树、水曲柳、核桃楸、柞树、槭树	108	14615.11	7.28
Class12	红松-桦树-杨树、槭树、核桃楸、椴树、榆树	70	4754.14	2.37
Class13	云杉-桦树-冷杉	52	4227.20	2.11
Class14	冷杉-桦树-红松、云杉	63	16356.12	8.15
Class15	河流水面	80	90.63	0.05
Class16	湿地草地	180	5868.49	2.92
Class17	耕地裸地	160	6111.39	3.05
Class18	村镇道路	100	4494.04	2.24

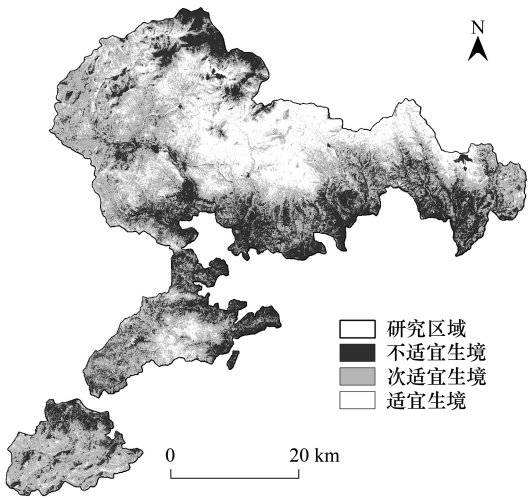


图 3 马鹿生境质量与分布
Fig.3 Habitat quality and distribution of red deer

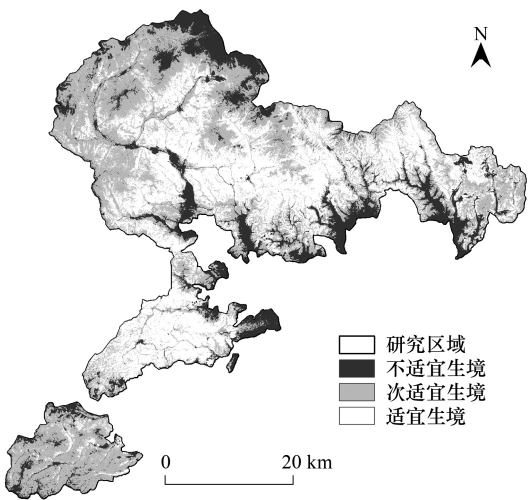


图 4 野猪生境质量与分布
Fig.4 Habitat quality and distribution of wild boar

表 3 马鹿和狍的生境适宜性面积重叠统计表(占总面的%)

Table 3 Overlapping statistics of habitat suitability areas of red deer and roe deer (% of the total area)

生境类型 Habitat type	马鹿不适宜 Red deer Unsuitable	马鹿次适宜 Red deer Sub-suitable	马鹿适宜 Red deer Suitable
狍不适宜 Roe deer unsuitable	9.81	2.86	0.13
狍次适宜 Roe deer sub-suitable	11.88	19.62	2.90
狍适宜 Roe deer suitable	5.41	25.02	22.36

从表 3 中可以看出,深色底纹单元格为两者生境质量等级相同部分,浅色底纹单元格为马鹿生境质量优于狍部分,无底纹单元格为狍生境质量优于马鹿部分。根据生境适宜性和食物资源利用关系,以及马鹿取食高度范围大于狍的条件下,两者食物资源共用情况如下:在狍次适宜马鹿不适宜的 11.88%生境面积内,两者可利用 50%的可利用食物资源,其中马鹿利用 10%的可利用食物资源,狍子利用 40%的可利用食物资源;在狍适宜马鹿次适宜的 25.02%生境面积内,两者可利用 100%的可利用食物资源,马鹿利用 50%的可利用食物资源,狍子利用 50%的可利用食物资源;在狍适宜马鹿不适宜的 5.41%生境面积内,两者可利用 100%的可利用食物资源,马鹿利用 10%的可利用食物资源,狍子利用 90%的可利用食物资源;但在马鹿生境质量优于狍的 5.89%生境面积内,由于马鹿可以以更高强度利用食物,狍较低的出现概率将导致其难以在马鹿取食后获得食物,以狍未获得该生境内部分可利用食物资源计算。

2.3.2 代谢能总量

(1) 马鹿和狍冬季代谢能可利用总量

研究区域马鹿枝叶类食物资源可持续利用代谢能量为 40660370MJ,见表 4。

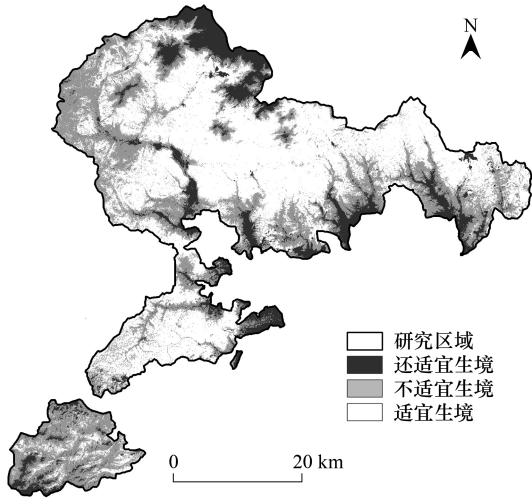


图 5 狍生境质量与分布

Fig.5 Habitat quality and distribution of roe deer

表 4 研究区域马鹿食物资源可持续利用代谢能/MJ

Table 4 Metabolic energy of food resources for sustainable utilization of red deer in the study area				
代号 Code	植被类型及地表覆盖类型 Vegetation type and surface cover type	不适宜生境 Unsuitable	次适宜生境 Sub-suitable	最适宜生境 Suitable
Class1	落叶松-1-桦树	8516950	4797590	2415537
Class2	椴树-槭树-桦树、柞树、水曲柳、榆树、核桃楸	9278999	14241169	12036169
Class3	柞树-1-桦树、椴树	7230298	5722490	1844740
Class4	柞树-桦树-椴树、榆树、杨树、核桃楸、槭树	13022421	13728067	10935363
Class5	槭树-核桃楸-柞树、杨树、桦树、榆树、落叶松、椴树、水曲柳	641185	1478897	1520622
Class6	桦树-1-冷杉、水曲柳、榆树	11267687	16026653	16539613
Class7	榆树-1-桦树、水曲柳、槭树、毛赤杨	2220603	1730790	1805134
Class8	核桃楸-1-落叶松、水曲柳、槭树、榆树、杨树	5979778	12775000	15647955
Class9	桦树-杨树、落叶松-水曲柳、榆树	19182837	27935685	20848939
Class10	水曲柳-桦树、榆树-杨树	2725335	5043431	6828501
Class11	杨树-1-桦树、水曲柳、核桃楸、柞树、槭树	5650253	19156485	27446527
Class12	红松-桦树-杨树、槭树、核桃楸、椴树、榆树	2272845	3308119	1992556
Class13	云杉-桦树-冷杉	3682315	2523599	528175
Class14	冷杉-桦树-红松、云杉	13693125	8817398	3545397
Class15	河流水面	0	0	0
Class16	湿地草地	521803	133008	68790
Class17	耕地裸地	0	0	0
Class18	村镇道路	0	0	0
可获得率 Obtainable rate		10%	50%	100%
可持续利用率 Sustainable utilization rate			20%	
可持续利用代谢能总计 Total sustainable metabolic energy			40660370	

由于马鹿和狍共用同一类食物资源,因此以上马鹿可持续利用能量是在一定情况下和狍共享的。因此,在以马鹿生境质量为基础、马鹿和狍按生境等级情况共用资源的前提下,经过计算得出:在生境适宜性相同的生境,马鹿和狍按实际个体比例共用冬季代谢能;在狍生境质量优于马鹿时,除了基础的共用资源外,狍可额外利用的代谢能为 16249743MJ;在狍生境质量次于马鹿时,狍失去的基础共用代谢能中的 705864MJ,这部分将被马鹿利用。

(2) 野猪冬季代谢能可利用总量

研究区域野猪坚果草本食物资源可持续利用代谢能量为 65315874MJ,见表 5。

表 5 研究区域野猪坚果草本食物资源可持续利用代谢能量

Table 5 Sustainable metabolic energy for wild boar of nut and grass food resources in the study area

代号 Code	植被类型 Vegetation type	适宜生境 Suitable habitat/hm ²	次适宜生境 Sub-suitable habitat/hm ²	不适宜生境 Unsuitable habitat/hm ²	可持续利用率 Sustainable utilization/%	可持续利用代谢能 Sustainable metabolic energy/MJ
Class3	柞树-1-桦树、椴树	8444.7	6960.8	402.3	30	19603331
Class4	柞树-桦树-椴树、榆树、杨树、核桃楸、槭树	15341.5	10773.5	1032.1	30	17064553
Class5	槭树-核桃楸-柞树、杨树、桦树、榆树、落叶松、椴树、水曲柳	1915	1254.9	77.1	50	2948780
Class8	核桃楸-1-落叶松、水曲柳、槭树、榆树、杨树	11125.8	13718.8	1942.7	50	21021131
Class12	红松-桦树-杨树、槭树、核桃楸、椴树、榆树	3227.5	1446.7	39.8	10	490683
草类 Grass	木贼	81642.2	87326.7	31735.8	20	2789153
	苔草	81642.2	87326.7	31735.8	20	1398243
合计 Total						65315874

2.4 有蹄类容纳量

研究区域的枝叶类食物资源可持续利用代谢能量为 40660370MJ,按狍种群和马鹿种群的实际数量比为 7.78:1 计算,马鹿和狍的共享容纳量为 551 头马鹿和 4287 只狍;狍子在生境质量优于马鹿区域可额外利用能量(扣除生境次于马鹿时失去的能量后)的容纳量为 2819 只;马鹿在生境优于狍区域可多利用基础能量的容纳量为 23 头;野猪容纳量为 4785 头。因此,研究区域东北虎猎物种群的综合冬季容纳量为 574 头马鹿(0.29 头/km²),7016 只狍(3.54 只/km²),4785 头野猪(2.38 头/km²)。

3 讨论

3.1 容纳量与植被类型

评估有蹄类环境营养容纳量的基础是环境所能提供的食物量,而动物的食物量与具体的植被类型相关。不同植被类型所能提供的食物量存在差异,因此,获取更为准确的植被类型及其面积是提高营养容纳量评估结果准确度的关键之一。受环境植被类型数据获取限制,多数容纳量研究中采用针叶林、阔叶林、针阔混交林这样的大类植被型数据,或者依据林相图。大类植被型数据丢失了同一植被型下具体植被类型的差异,如阔叶林中的桦树林和柞树林、针叶林中的红松林和云杉林之间的差异,而林相图虽然具有更细致的植被类型分类,但其最小空间单元为林班的小班,会将更多的面积划归于主要植被类型,失去了不同植被类型面积上的准确度。从本文植被类型食物代谢能量数据和植被类型分类解译结果数据可以看出,即使是柞树林、柞树-桦树林和桦树林,无论是在单位面积的枝叶类食物代谢能及坚果类食物代谢能上,还是在植被类型总面积上,均存在极大的差异(40%以上)。因此,有蹄类营养容纳量评估中任何忽略植被类型及其面积差异的处理方式,都难以避免基础数据上的不准确。为了避免植被类型数据上的误差,本文以实地调查数据结合图像分类技术,获得尽可能准确的植被类型及其面积数据,以提高容纳量评估的准确度。

3.2 容纳量与生境质量

动物在不同质量的生境内的活动范围和时间是不均匀的,这导致动物对不同质量的生境内的食物资源的

利用度也存在差异,因此对动物环境营养容纳量也具有重要的影响。尽管绝大多数的容纳量研究尚未考虑动物生境质量差异,但也有部分研究已经注意这一点^[30-32]。MaxEnt 模型预测结果的基础为物种的空间出现概率,经过处理后以生境适宜性指数指示生境质量,可以作为动物对不同质量的生境内的食物资源利用度的判断依据。生境质量等级划分的越多,将越接近真实反映动物对不同生境食物资源利用状况的差异。生境质量等级过多(如高中低差 4 级或以上),同 18 类植被和地表覆盖类型复合后将产生大量数据项,导致容纳量评估的计算分析难度和复杂度过高;生境质量等级过少(如适宜不适宜 2 级),将弱化非最适宜生境范围内食物利用差异。本文利用 MaxEnt 模型预测结果的逻辑阈值将生境等级划分为适宜、次适宜和不适宜 3 级,在适当降低复杂度的同时增加对非最适宜生境范围内食物利用差异的强化。从结果上看,马鹿、野猪和狍的非最适宜生境面积比例约为 75%、59% 和 47%,占比较大,有必要对其进行再次划分以提高评估结果的准确性。

3.3 马鹿狍共存容纳量

评估动物环境容纳量的难题之一是目标物种的同域竞争者,竞争者的存在将与目标物种争夺生存资源,给准确评估造成干扰^[33]。本研究区域内分布有 3 种东北虎主要猎物,其中马鹿和狍冬季共用同一类食物资源,食性高度重叠^[34],且营养生态位重叠度非常高^[35],两者冬季在食物资源上的种间竞争激烈,因此不能单独计算各自的容纳量。马鹿与狍对生境因子选择发生明显的分离^[34],也反映在两者生境质量的空间差异上。为了准确评估马鹿和狍共存情况下的容纳量,本文对马鹿和狍的不同质量生境进行了重叠分析,在生境质量等级相同的区域,两者按实际种群数量比例所需要的代谢能分享食物资源;在马鹿生境质量优于狍的区域,狍将因活动强度低于马鹿而失去部分可利用食物资源,且该部分资源被马鹿所利用;在狍生境质量优于马鹿的区域,狍将获得部分额外食物资源。这种处理方式既考虑到马鹿和狍在重叠生态位的竞争,也考虑两者在生态位分离情况的食物获取变化,是对竞争物种环境容纳量分析的有益探索。

野生动物营养容纳量研究仍存在诸多问题需要逐步解决和完善。为了提高容纳量评估准确度,本文主要在食物资源量和竞争物种方面,探索了进一步准确化的评估方式和方法,以期为东北虎猎物种群恢复提供科学参考,并为动物营养容纳量研究提供思路和方法。

致谢:感谢吉林黄泥河国家级自然保护区对野外调查工作的支持和协作。

参考文献 (References):

- [1] Barber-Meyer S M, Jnawali S R, Karki J B, Khanal P, Lohani S, Long B, MacKenzie D I, Pandav B, Pradhan N M B, Shrestha R, Subedi N, Thapa G, Thapa K, Wikramanayake E. Influence of prey depletion and human disturbance on tiger occupancy in Nepal. *Journal of Zoology*, 2013, 289(1): 10-18.
- [2] Harihar A, Pandav B. Influence of connectivity, wild prey and disturbance on occupancy of tigers in the human-dominated western Terai arc landscape. *PLoS One*, 2012, 7(7): e40105.
- [3] Qi J Z, Gu J Y, Ning Y, Miquelle D G, Holyoak M, Wen D S, Liang X, Liu S Y, Roberts N J, Yang E Y, Lang J M, Wang F Y, Li C, Liang Z, Liu P Q, Ren Y, Zhou S C, Zhang M H, Ma J Z, Chang J, Jiang G S. Integrated assessments call for establishing a sustainable meta-population of Amur tigers in northeast Asia. *Biological Conservation*, 2021, 261: 109250.
- [4] Hebblewhite M, Miquelle D G, Robinson H, Pikunov D G, Dunishenko Y M, Aramilev V V, Nikolaev I G, Salkina G P, Seryodkin I V, Gaponov V V, Litvinov M N, Kostyria A V, Fomenko P V, Murzin A A. Including biotic interactions with ungulate prey and humans improves habitat conservation modeling for endangered Amur tigers in the Russian Far East. *Biological Conservation*, 2014, 178: 50-64.
- [5] Thapa K, Kelly M J. Prey and tigers on the forgotten trail: high prey occupancy and tiger habitat use reveal the importance of the understudied Churia habitat of Nepal. *Biodiversity and Conservation*, 2017, 26(3): 593-616.
- [6] Zhang C Z, Zhang M H, Stott P. Does prey density limit Amur tiger *Panthera tigris altaica* recovery in northeastern China?. *Wildlife Biology*, 2013, 19(4): 452-461.
- [7] Wang T M, Feng L M, Mou P, Wu J G, Smith J L D, Xiao W H, Yang H T, Dou H L, Zhao X D, Cheng Y C, Zhou B, Wu H Y, Zhang L, Tian Y, Guo Q X, Kou X J, Han X M, Miquelle D G, Oliver C D, Xu R M, Ge J P. Amur tigers and leopards returning to China: direct evidence and a landscape conservation plan. *Landscape Ecology*, 2016, 31(3): 491-503.

- [8] Wang T M, Royle J A, Smith J L D, Zou L, Lü X Y, Yang H T, Li Z L, Feng R N, Bian Y J, Feng L M, Ge J P. Living on the edge: opportunities for Amur tiger recovery in China. *Biological Conservation*, 2018, 217: 269-279.
- [9] 张常智, 张明海, 姜广顺. 中国野生东北虎数量监测方法有效性评估. *生态学报*, 2012, 32(19): 5943-5952.
- [10] Sugimoto T, Aramilev V V, Nagata J, McCullough D R. Winter food habits of sympatric carnivores, Amur tigers and Far Eastern leopards, in the Russian Far East. *Mammalian Biology*, 2016, 81(2): 214-218.
- [11] Yang H T, Dou H L, Baniya R K, Han S Y, Guan Y, Xie B, Zhao G J, Wang T M, Mou P, Feng L M, Ge J P. Seasonal food habits and prey selection of Amur tigers and Amur leopards in Northeast China. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 6930.
- [12] Goodrich J M, Seryodkin I, Miquelle D G, Bereznuik S L. Conflicts between Amur (Siberian) tigers and humans in the Russian Far East. *Biological Conservation*, 2011, 144(1): 584-592.
- [13] Jin Y C, Kong W Y, Yan H, Bao G D, Liu T, Ma Q F, Li X H, Zou H F, Zhang M H. Multi-scale spatial prediction of wild boar damage risk in Hunchun: a key tiger range in China. *Animals*, 2021, 11(4): 1012.
- [14] Soh Y H, Carrasco L R, Miquelle D G, Jiang J S, Yang J, Stokes E J, Tang J R, Kang A L, Liu P Q, Rao M. Spatial correlates of livestock depredation by Amur tigers in Hunchun, China: relevance of prey density and implications for protected area management. *Biological Conservation*, 2014, 169: 117-127.
- [15] 朱洪强, 葛志勇, 常素慧, 刘庚, 吴景才, 石晓军, 徐吉凤, 毛之夏. 黄泥河自然保护区野猪冬季栖息地利用. *生态学杂志*, 2011, 30(4): 734-738.
- [16] 朱洪强, 葛志勇, 刘庚, 姜春艳, 张冬冬, 张香东, 常素慧, 毛之夏. 黄泥河自然保护区豹冬季卧息地选择. *生态学报*, 2013, 33(7): 2054-2061.
- [17] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3/4): 231-259.
- [18] Clark J, Wang Y Q, August P V. Assessing current and projected suitable habitats for tree-of-heaven along the Appalachian Trail. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 369(1643): 20130192.
- [19] 侯宁, 戴强, 冉江洪, 焦迎迎, 程勇, 赵成. 大相岭山系泥巴山大熊猫生境廊道设计. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(6): 1039-1045.
- [20] 朱世兵, 曲艺, Anna Y, Inan K, Robert S, Viatcheslav R, Jose Antonio H B, 张士芳, 刘应竹, 张弘强. 基于 MaxEnt 模型的小兴安岭东北虎潜在生境适宜性评价. *兽类学报*, 2020, 40(4): 317-328.
- [21] 张明海, 刘群秀. 黑龙江省完达山东部林区马鹿冬季环境容纳量估算. *兽类学报*, 2008, 28(1): 56-64.
- [22] 李碧波, 吴玥, 张恩迪. 吉林珲春自然保护区青龙台林场马鹿容纳量的初步研究. *四川动物*, 2006, 25(3): 519-523.
- [23] 刘群秀. 黑龙江省完达山林区马鹿种群生存力分析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2006.
- [24] 孟根同, 张明海, 周绍春. 黑龙江凤凰山国家级自然保护区野猪冬季容纳量及最适种群密度. *生态学报*, 2013, 33(3): 957-963.
- [25] 孟根同. 完达山东部林区野猪种群容纳量研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [26] 马建章, 常弘, 孙成千, 周立军. 马鹿冬季容纳量的初步研究. *东北林学院学报*, 1984, 12(S1): 121-127.
- [27] Fennessy P F, Moore G H, Corson I D. Energy requirements of red deer. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 1981, 41: 167-173.
- [28] 马逸清. 黑龙江省兽类志. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1986.
- [29] 李碧波. 吉林珲春自然保护区青龙台林场鹿科动物容纳量的研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2006.
- [30] 侯森林. 驼鹿冬季营养容纳量的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2001.
- [31] 官天培, 谌利民, 符建荣, 宋延龄. 唐家河国家级自然保护区扭角羚环境容纳量. *四川林业科技*, 2015, 36(3): 69-74.
- [32] 刘群秀, 张明海. 鹿类动物冬季环境容纳量估算方法评价. *野生动物杂志*, 2005, 26(5): 47-50.
- [33] 陈良, 鲍毅新. 野生动物环境容纳量的研究现状. *浙江师范大学学报: 自然科学版*, 2006, 29(4): 448-454.
- [34] 吕忠海, 冯源, 于沿泽, 张明海, 张玮琪. 高食性重叠度对同域物种生境分离的影响--以马鹿和豹为例. *东北林业大学学报*, 2020, 48(2): 72-75.
- [35] 李熠. 完达山东部地区暴雪前后马鹿和豹营养生态位的比较研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008.